

斑龙芋属（天南星科）及近缘属植物的叶表皮形态

李爱花，管开云，王仲朗

（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：光镜、电镜下观察了天南星科天南星族下斑龙芋属 2 个种及近缘属 13 个种植物的叶表皮形态特征。实验结果显示，4 属植物的叶表皮组成及其形态特征较相似，属间不存在明显差异，但某些特征在种间存在差异，可作为种的鉴别特征。叶表皮特征支持将单籽犁头尖和昆明犁头尖两个种合并为一个种。15 个种的气孔器均具有 2 个副卫细胞，Stebbins and Khush 认为这是气孔器类型中较具 2 个以上副卫细胞更进化的一种类型，而天南星科大多数族的气孔器都具有 2 个以上的副卫细胞，这也证明了天南星族是天南星科较进化的族。

关键词：斑龙芋属；天南星科；叶表皮

中图分类号：Q 944

文献标识码：A

文章编号：0253-2700(2005)06-0629-10

Characters of Leaf Epidermis in Genus *Sauromatum* (Araceae) and It's Relative Genera^{*}

LI Ai-Hua, GUAN Kai-Yun, WANG Zhong-Lang^{**}

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: Leaf epidermis of 2 species in genus *Sauromatum* Schott were examined under light microscope and scanning electron microscope (SEM) and compared with that of 13 species in genera *Typhonium*, *Pinellia* and *Arisaema* in the same tribe Area of Araceae. The result reveals that the characters of leaf epidermis between the several genera generally are very similar. However, some of the characters in the species of the same genus are variable and can be used to identify its species. The characters of leaf epidermis support to merge *Typhonium kunmingense* into *Typhonium calcicolum*. The stomata apparatus of 15 species are all brachyparacytic types with 2 subsidiary cells. This type of stomata apparatus is considered more evolutionary than that with more than 2 subsidiary cells which existed in majority tribes of Araceae. This also verify some taxonomists' viewpoint that tribe Area is more evolutionary in family Araceae.

Key words: *Sauromatum*; Araceae; Leaf epidermis

斑龙芋属（*Sauromatum* Schott）是天南星科（Araceae）较进化、较小的属。属内仅 3 种，分布在非洲、东南亚至大西洋。我国 3 种皆有，分布于云南、西藏，其中高黎贡山斑

基金项目：云南省重大基金项目（2001C0010Z）资助

通讯联系人 Author for correspondence. E-mail: wang@mail.kib.ac.cn

收稿日期：2005-03-15，2005-04-25 接受发表

作者简介：李爱花（1980-）女，山东人，硕士研究生，主要从事天南星植物系统学及引种驯化研究。

龙芋 (*Sauromatum gaoligongense* Z. L. Wang et H. Li) 为中国云南特有种。对于本属的系统位置问题一直存在争议。Petersen (1989, 1994) 根据某些种染色体数目的相似性, 认为本属与天南星属 (*Arisaema* Mart) 近缘, 主张与天南星属并列于 Arisaemateae 族下。最近 Hettterscheid 和 Boyce (2000) 根据花序结构的相似性将斑龙芋属 (1832) 回归到先 3 年发表的犁头尖属 (*Typhonium* Schott) (1829) 内。卞福花等 (2001) 的核型研究认为, 斑龙芋属与半夏属 (*Pinellia* Schott) 亲缘关系较近。作者认为仅仅从细胞学或是形态学一方面的相似性匆忙决定是不够充分的, 建议对其进行更详细的、多方面的综合研究。

叶表皮特征特别是气孔器类型的研究一向为植物学家所重视, 在分类学或系统学上具潜在的价值 (李金花等, 2005; 周守标等, 2005; 李朝奎, 1989; Stebbins and Khush, 1961)。在天南星科植物叶表皮微形态特征的研究方面, 国外学者如 Solereder 和 Meyer (1928), Webber (1960), Pant 和 Kaiwai (1966), Grear (1973), Grau (1983) 曾作过研究, Webber 认为气孔器类型对天南星科分类意义不大, 而大多数人都认为天南星科中气孔器类型具有分类学意义。国内学者王伟和赵南先 (2002), 潘月红等 (2003), 孙洪祥等 (2000) 对天南星科植物进行过叶表皮观察。而斑龙芋属及犁头尖属、半夏属、天南星属 3 个近缘属植物的叶表皮形态还未见有关的系统研究报道。

本文对哈钦松系统的天南星族下斑龙芋属及其近缘属 15 个种的叶表皮进行了光学显微镜及扫描电子显微镜观察。以期为天南星族下斑龙芋属系统位置问题综合研究提供新的证据, 并在此基础上探讨叶表皮形态特征的分类学意义。

1 材料与方法

光学显微制片的实验材料全部采自活植物, 电镜制片的实验材料取自标本。共采集斑龙芋属及近缘属植物 15 个种 (表 1)。实验方法: 取新鲜的成熟叶片中部一小部分, 沸水煮 5 ~ 7 min 后, 用尖头镊子撕取上下表皮, 然后用 1% 的番红水溶液染色, 常规脱水后制片, 在 Olympus 光学显微镜下观察拍照, 并测量统计。将干燥的叶片粘于样品台上, 溅射镀金膜 10 nm, 用扫描电子显微镜在 30 kV 电压下进行观察并照相。叶表皮所用术语参考 Wilkinson (1979), Dilcher (1974) 及潘月红等 (2003)。

2 观察结果

斑龙芋属的斑龙芋、高黎贡山斑龙芋 (图版 : 1 ~ 4) 2 个种的上表皮都没有气孔器, 且细胞形状为多边形至卵圆形, 垂周壁式样均为平直弓形, 气孔器类型为短平列型, 保卫细胞大小 24 ~ 25 μm , 气孔指数 9.2% ~ 14.4%, 2 个种的叶表皮形态特征非常相近。

犁头尖属的犁头尖、金平犁头尖、鞭檐犁头尖、马蹄犁头尖、金慈姑 (图版 : 5 ~ 8, 15 ~ 18, 图版 : 3、4) 5 个种的叶表皮形态特征相近: 上表皮有气孔器, 气孔器类型为短平列型, 垂周壁式样为浅波状或平直弓形, 气孔指数 0.33% ~ 9.23%; 下表皮的垂周壁式样为浅波纹状, 气孔器类型为短平列型, 保卫细胞大小 24.9 ~ 38.2 μm , 气孔指数 10.7% ~ 14.1%。单籽犁头尖、昆明犁头尖、西南犁头尖、独角莲 (图版 : 9 ~ 14, 图版 : 1、2) 4 个种的叶表皮特征相近: 上表皮无气孔器, 细胞形状为多边形, 垂周壁式样平直; 下表皮的垂周壁式样为浅波状, 气孔器类型为短平列型, 保卫细胞长度 19.6 ~ 28.2 μm , 气孔指数 9.5% ~ 23.6%。

表 1 实验材料
Table 1 Materials

种名 Species name	采集地 Locality	凭证标本 Vouchers
斑龙芋 <i>Sauromatum venosum</i>	云南省昆明市	李恒, 8819
高黎贡山斑龙芋 <i>S. gaoligongense</i>	云南省保山县	李恒, 11309
犁头尖 <i>Typhonium blumei</i>	重庆市西南师范大学校园内	李爱花, 011
金平犁头尖 <i>T. jinpingense</i>	云南省金平县	李爱花, 008
单籽犁头尖 <i>T. calcicolum</i>	云南省澜沧县	李爱花, 017
昆明犁头尖 <i>T. kunmingense</i>	云南省昆明市小哨	李爱花, 030
西南犁头尖 <i>T. omeiense</i>	四川省攀枝花市	青藏队, 11622
马蹄犁头尖 <i>T. trilobatum</i>	云南省西双版纳景洪市	冯国楣, 20865
鞭檐犁头尖 <i>T. flagelliforme</i>	云南省西双版纳热带植物园	李爱花, 028
独角莲 <i>T. giganteum</i>	北京中国医药研究所栽培	卞福花, 206
金慈姑 <i>T. roxburgii</i>	北京中国医药研究所栽培	药植所, 5910-193
虎掌 <i>Pinellia pedatisecta</i>	云南省昆明市	李爱花, 032
半夏 <i>P. ternata</i>	安徽省亳州市药厂	李爱花, 034
岩生南星 <i>Arisaema saxatile</i>	云南省中甸县三坝乡	李爱花, 009
雪里见 <i>A. rhizomatium</i>	云南省西畴县法斗	李恒, 188

注：标本存于中科院昆明植物研究所标本馆（KUN）。Note: Voucher specimens deposited in Herbarium KUN .

半夏属的虎掌、半夏（图版：5~8）2个种的大部分特征都相似：上表皮细胞形状为多边形、垂周壁式样为平直弓形；下表皮细胞形状为不规则形、垂周壁式样为波浪形、气孔器类型为短平列型、保卫细胞长度19.5~29.1 μm、气孔指数为11.0%~12.7%。但是虎掌的上表皮有气孔，而半夏的上表皮没有气孔。

天南星属的岩生南星、雪里见（图版：9~12）2个种的大部分特征都相似：上表皮细胞形状为多边形不规则、垂周壁式样为浅波纹状；下表皮细胞形状为多边形不规则、垂周壁式样为平直弓形、气孔器类型为短平列型、保卫细胞长度22.8~28.1 μm、气孔指数为15.9%~16.2%。但是岩生南星的上表皮有气孔，而雪里见的上表皮没有气孔。

对于所研究的15个种，按照上下表皮是否均有气孔器，可分为2类：

1. 上下表皮均具有气孔器；犁头尖（*T. blumei*）（图版：5, 6），金平犁头尖（*T. jinpingense*）（图版：7, 8），鞭檐犁头尖（*T. flagelliforme*）（图版：15, 16），马蹄犁头尖（*T. trilobatum*）（图版：17, 18），金慈姑（*T. roxburgii*）（图版：3, 4），虎掌（*P. pedatisecta*）（图版：5, 6），岩生南星（*A. saxatile*）（图版：9, 10）7个种的上下表皮均具有气孔器，下表皮气孔指数较大，上表皮的气孔器很少，气孔指数较小。

2. 仅下表皮具有气孔器；斑龙芋（*S. venosum*）（图版：1, 2），高黎贡山斑龙芋（*S. gaoligongense*）（图版：3, 4），单籽犁头尖（*T. calcicolum*）（图版：9, 10），昆明犁头尖（*T. kunmingense*）（图版：11, 12），西南犁头尖（*T. omeiense*）（图版：13, 14），独角莲（*T. giganteum*）（图版：1, 2），半夏（*P. ternata*）（图版：7, 8），雪里见（*A. rhizomatium*）（图版：11, 12）8个种仅下表皮具有气孔器，上表皮不具有气孔器。

按照上下表皮细胞的大小形状，垂周壁式样等是否一致，把15个种分为2类：

1. 上下表皮细胞的大小形状，垂周壁式样等基本一致；包括斑龙芋（图版：1, 2），高黎贡山斑龙芋（图版：3, 4），马蹄犁头尖（图版：17, 18），独角莲（图版：1, 2），金慈姑（图版：3, 4），岩生南星（图版：9, 10），雪里见（图版：11, 12）7个种。

2. 叶片上下表皮细胞的大小形状，垂周壁式样等存在较大差别；包括犁头尖（图版：5, 6），金平犁头尖（图版：7, 8），单籽犁头尖（图版：9, 10），昆明犁头尖（图版：11, 12），西南犁头尖（图版：13, 14），鞭檐犁头尖（图版：15, 16），虎掌（图版：5, 6），半夏（图版：7, 8）8 个种。

按照电镜下保卫细胞两极“T”加厚明显与否，15 个种可分为 2 类：

1. 保卫细胞两极“T”加厚明显；包括金平犁头尖（图版：4, 5），单籽犁头尖（图版：6），昆明犁头尖（图版：7），鞭檐犁头尖（图版：9），马蹄犁头尖（图版：10, 11），独角莲（图版：12）6 个种。

2. 保卫细胞两极“T”加厚不明显；包括斑龙芋（图版：1），高黎贡山斑龙芋（图版：2），犁头尖（图版：3），西南犁头尖（图版：8），金慈姑（图版：13），虎掌（图版：14），半夏（图版：15），岩生南星（图版：16, 17），雪里见（图版：18）9 个种。

另外，除了单籽犁头尖（图版：6），岩生南星（图版：16, 17）的上表皮的气孔外拱盖颗粒状，其他种的气孔外拱盖光滑。叶表皮细胞表面角质层大多数种光滑或少数颗粒状，而雪里见（图版：18）的角质层上密布鳞片状结构。15 个种的气孔外拱盖内缘均为光滑或不明显。

3 讨论

所观察的天南星族 4 个属的叶表皮形态特征较相似，总结如下：叶表皮无毛，薄革质至膜质；光镜下，下表皮具有气孔器，而上表皮无气孔器或是仅见很少的气孔器；叶表皮细胞形状为 5~7 正边形、多边形、不规则多边形至卵圆形，垂周壁式样为平直、浅波状至波浪状，气孔器类型均为短平列型，保卫细胞长度为 19.5~38.2 μm ，下表皮的气孔指数为 9.2~32.6%；电镜下，可见气孔外拱盖光滑、颗粒状，气孔外拱盖内缘光滑或不明显，保卫细胞两极“T”加厚明显或不明显。然而，这些特征在种间存在差异，可以作为区分种的依据。详细结果见表 2，表 3 及图版 、 、 。

由于天南星族 4 属植物叶表皮形态特征较相似，属间不存在明显差异，甚至属内差异大于属间差异，因而认为叶表皮组成及其形态特征对于天南星族下的属间分类没有意义。叶表皮特征也就不能为斑龙芋属与 3 个近缘属之间的系统关系提供证据。但是大多数种间在叶表皮细胞形状、垂周壁式样、气孔指数、气孔器类型、保卫细胞长度等方面存在差异，可作为种的鉴别特征之一。

犁头尖属的单籽犁头尖、昆明犁头尖两个种叶表皮组成及其特征基本一致：仅下表皮有气孔器，气孔器类型均为短平列型，上表皮细胞形状为 5~7 正边形、垂周壁式样平直，下表皮细胞形状多边形不规则、垂周壁式样浅波纹状。并且这两个种植株的外部形态很相似：具球茎；叶鸟足状分裂；佛焰苞管部缢缩；肉穗花序两性，自上而下分别为附属器、雄花序、中性花序、雌花序，中性花有 2 种类型。据李恒（1979）描述，这 2 个种的区别在于：1. “单籽犁头尖的叶片及叶柄有斑块，昆明犁头尖的叶片及叶柄绿色无斑块”；但据本文作者对活植物的观察，单籽犁头尖也具有绿色无斑块的叶片及叶柄，而昆明犁头尖有的叶柄上也有斑点。2. “单籽犁头尖的佛焰苞外面中部以下，内面中部无斑点，昆明犁

头尖的佛焰苞外面中部以下，内面中部有深紫色斑点”；但本文作者观察到，单籽犁头尖的佛焰苞外面中部以下也有斑点。3.“单籽犁头尖的叶裂片全缘，昆明犁头尖的叶裂片边缘具波状圆齿”。4.“单籽犁头尖胚珠数目为1个，昆明犁头尖的胚珠数目为2个”；本文作者通过对活植物的解剖观察得知，有的单籽犁头尖的子房中也具有2个胚珠。因而，仅仅依靠以上4个形态解剖特征作为区分这2个种的依据是不够充分的。另外，单籽犁头尖、昆明犁头尖两个种均生于常绿阔叶林下，而且据作者观察，这2个种的物候学特性非常相似，其抽芽、开花、倒苗时间一致。综上所述，作者认为这两个种极可能为同一个种，建议将其合并为一个种。单籽犁头尖、昆明犁头尖2个种同时发表于《植物分类学报》的同一篇文章中，作者建议将昆明犁头尖合并到单籽犁头尖。本文的叶表皮实验结果也为这一观点提供了新的证据。

Stebbins 和 Khush (1961) 按照副卫细胞的数目，将叶表皮的气孔器分为4种类型：a. 具4~6个副卫细胞，且排列在保卫细胞的4个方向；b. 具4~6个副卫细胞，其中2个较小较圆的在保卫细胞的两端，其它的在保卫细胞两侧有2个副卫细胞；c. 具2个副卫细胞；d. 无副卫细胞。认为具2个以上副卫细胞的为最原始的类型，另外两种类型（即上述的类型c, d）通过副卫细胞数目的减少而进化，无副卫细胞为最进化的类型。并指出具2个副卫细胞气孔器类型的植物在它隶属的科内是相对进化的种类。而且按副卫细胞的数目定义了天南星科的3个属：天南星属2个；花叶万年青属6~7个；藤芋属8个。王伟和赵南先（2002）的实验结果表明：天南星科中大多属都具有多于2个的副卫细胞，如石柑族的石柑子属，花烛族的花烛属，崖角藤族的崖角藤属、麒麟叶属、龟背竹属，刺芋族的刺芋属，千年健族的花叶万年青属、千年健属、粤万年青属，喜林芋族的喜林芋属、芋族的海芋属等；另外，大 族的大 属无副卫细胞；而芋族的五彩芋属、芋属，魔芋族魔芋属，天南星族天南星属植物具有2个副卫细胞。本文研究的天南星族下的斑龙芋属、犁头尖属、半夏属、天南星属4个属植物的气孔器类型均为短平列型，即具有2个副卫细胞。据Stebbins 和 Khush (1961) 的结论，认为这种具2个副卫细胞的气孔器是较具2个以上副卫细胞类型更进化的类型，而比大 族大 属的无副卫细胞类型原始一些。因而叶表皮形态特征表明天南星族是天南星科中较进化的族，这与传统分类上的结果一致。

致谢 昆明植物研究所电镜室樊熙楷高级实验师协助扫描电镜实验。

〔参 考 文 献〕

- 孙洪祥，张琦，叶益萍，2000. 浙江天南星族药用植物叶的显微特征 [J]. 中草药, 31 (12): 933—938
- 李恒，1979. 天南星科 Araceae [A]. 见：中国植物志 [M]. 北京：科学出版社, 13 (2): 108—110
- Bian FH (卞福花), Wang ZL (王仲朗), Li H (李恒), *et al*, 2001. Karyotypic studies on two species in the genus *Sauromatum* [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 23 (4): 473—478
- Dilcher DL, 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains [J]. *Bot Rev*, 40: 68—140
- Grau A, 1983. Las epidemis foliares de las Araceae cultivadas en la ciudad de Tucumany sus alrededores [J]. *Litloa*, 36 (1): 15—41
- Grear JJ, 1973. Observations on the stomatal apparatus of *Orontium aquaticum* (Araceae) [J]. *Bot Gaz*, 134: 151—153

- Hettterscheid W, Boyce PC, 2000 . A reclassification of *Sauromatum* Schott and new species of *Typhonium* Schott (Araceae) [J] . *Aroideana*, 23: 48—55
- Li CL (李朝奎), 1989 . Studies on foliar epidermis in primitive genera of Rosaceae and its systematic significance [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 27 (3): 178—183
- Li JH (李金花), Zhou SB (周守标), Wang CJ (王春景), *et al*, 2005 . Comparative anatomy of the leaves in *Polygonatum* from Anhui Province [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 27 (5): 509—516
- Pan YH (潘月红), Liu KM (刘克明), Lei LG (雷立公), 2003 . Comparative study on the leafepidermis of the genus *Acorus* and five genera in Araceae [J] . *J Nat Sci Hunan Norm Univ* (湖南师范大学自然科学学报), 26 (2): 88—91
- Pant DD, Kaiwai PF, 1966 . Structure of leaves and stomatal ontogeny in some Pandanales and Spathiflorae [J] . *Senchenb Biol*, 47: 309—333
- Petersen G, 1989 . Cytology and systematics of Araceae [J] . *Nord J Bot*, 9: 119—166
- Petersen G, 1994 . Chromosome numbers of the genera of Araceae [J] . *Aroideana*, 6: 37—46
- Solereder H, Meyer FJ, 1928 . Systematische anatomie der monokotylendonen [M] . Berlin, Gebruder Borntraeger, Heft 3: 100—169
- Stebbins GS, Khush GS, 1961 . Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny [J] . *Amer J Bot*, 48 (1): 51—59
- Wang W (王伟), Zhao NX (赵南先), 2002 . Epidermal characters of the leaves in Aracea [J] . *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 20 (5): 343—349
- Webber EE, 1960 . Observation on the epidermal structure and stomatal apparatus of some members of the Araceae [J] . *Rhodora*, 62: 251—258
- Wilkinson HP, 1979 . The pant surface (mainly leaf), *Anatomy of Dicotyledons* (2nd edition) [M] . Oxford: Clarendon Press, 97—119
- Zhou SB (周守标), Meng N (孟娜), Jiang JH (蒋继宏), 2005 . Studies of leaves epidermis micromorphology of *Euphorbia* from Anhui Province [J] . *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 27 (5): 517—524

图版说明

图版 斑龙芋属及近缘属植物的叶表皮光学显微镜观察形态

1, 2 . 斑龙芋; 3, 4 . 高黎贡山斑龙芋; 5, 6 . 犁头尖; 7, 8 . 金平犁头尖; 9, 10 . 单籽犁头尖; 11, 12 . 昆明犁头尖; 13, 14 . 西南犁头尖; 15, 16 . 鞭檐犁头尖; 17, 18 . 马蹄犁头尖

图版 斑龙芋属及近缘属植物的叶表皮光学显微镜观察形态

1, 2 . 独角莲; 3, 4 . 金慈姑; 5, 6 . 虎掌; 7, 8 . 半夏; 9, 10 . 岩生南星; 11, 12 . 雪里见

图版 斑龙芋属及近缘属植物的叶表皮电子显微镜观察形态

1 . 斑龙芋; 2 . 高黎贡山斑龙芋; 3 . 犁头尖; 4, 5 . 金平犁头尖; 6 . 单籽犁头尖; 7 . 昆明犁头尖; 8 . 西南犁头尖; 9 . 鞭檐犁头尖; 10, 11 . 马蹄犁头尖; 12 . 独角莲; 13 . 金慈姑; 14 . 虎掌; 15 . 半夏; 16, 17 . 岩生南星; 18 . 雪里见

Explanation of Plates

Plate Characters of Leaf Epidermis in Genus *Sauromatum* and it's Relative Genera

1, 2 . *S. venosum*; 3, 4 . *S. gaoligongense*; 5, 6 . *T. blumei*; 7, 8 . *T. jinpingense*; 9, 10 . *T. calcicolum*; 11, 12 . *T. kunmingense*; 13, 14 . *T. omeiense*; 15, 16 . *T. flagelliforme*; 17, 18 . *T. trilobatum*

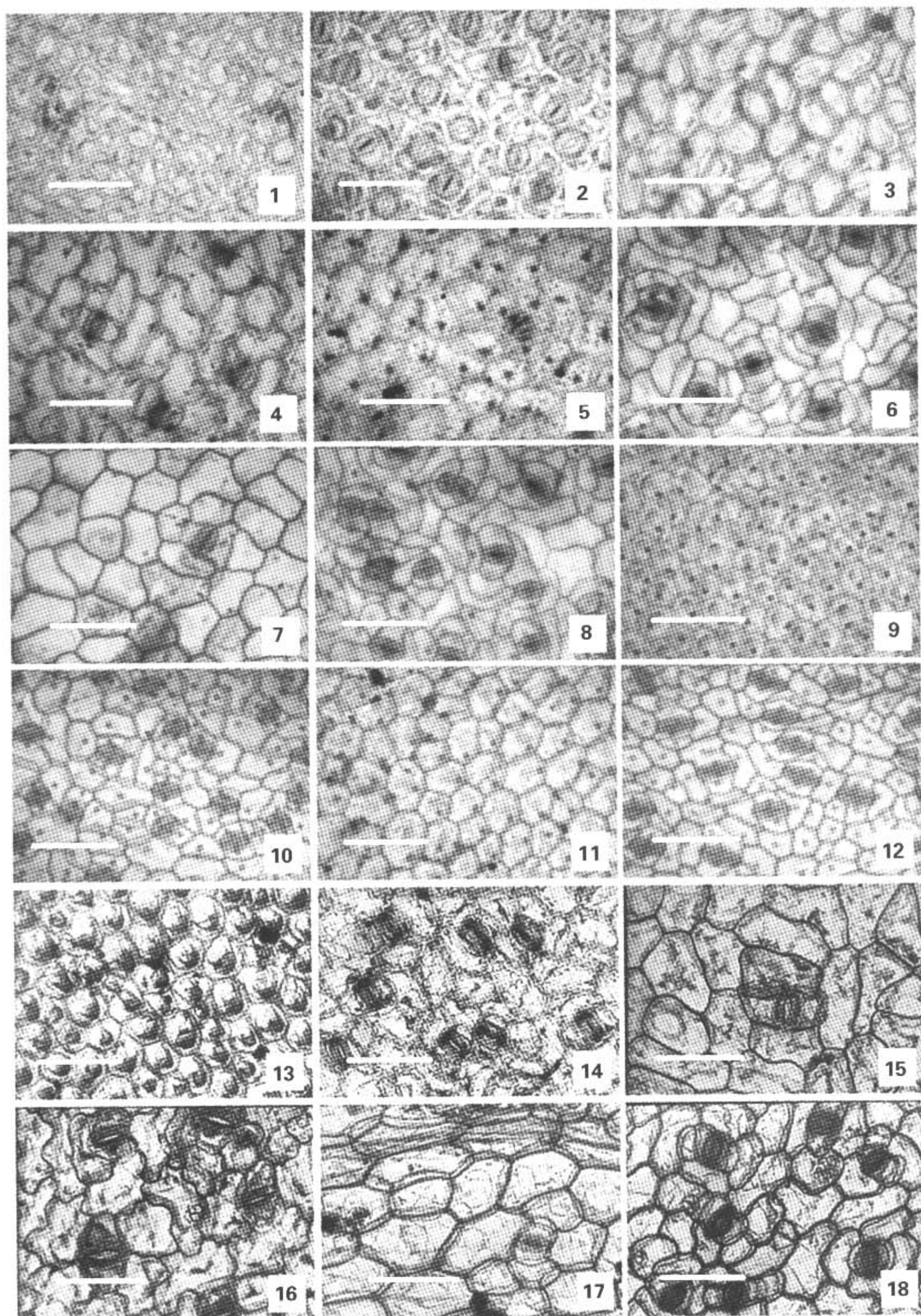
Plate Characters of Leaf Epidermis in Genus *Sauromatum* and it's Relative Genera

1, 2 . *T. giganteum*; 3, 4 . *T. roxburgii*; 5, 6 . *P. pedatisecta*; 7, 8 . *P. ternata*; 9, 10 . *A. saxatile*; 11, 12 . *A. rhizomatum*

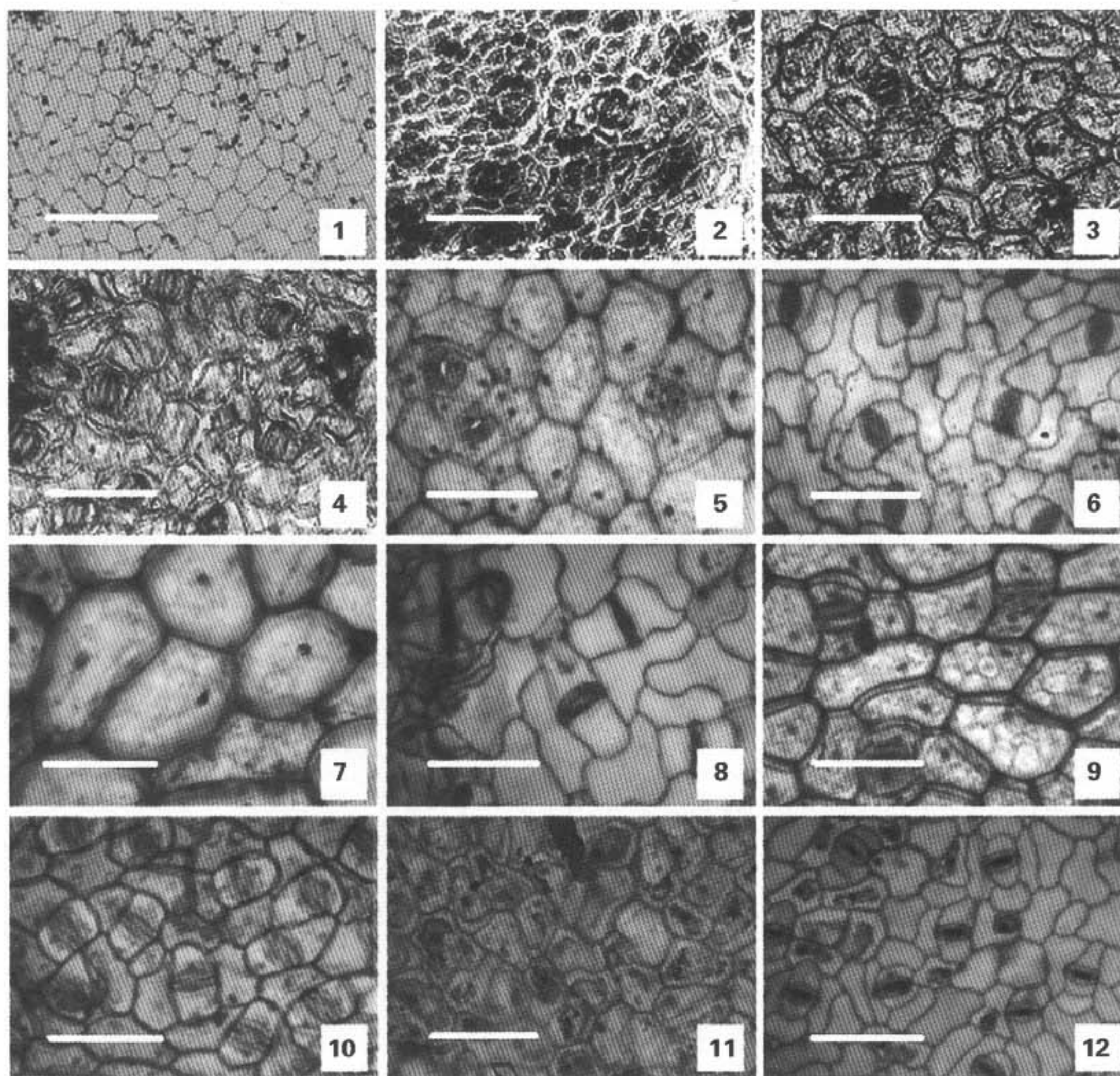
Plate Characters of stomatal apparatus under SEM in Genus *Sauromatum* and it's Relative Genera

1 . *S. venosum*; 2 . *S. gaoligongense*; 3 . *T. blumei*; 4, 5 . *T. jinpingense*; 6 . *T. calcicolum*; 7 . *T. kunmingense*; 8 . *T. omeiense*; 9 . *T. flagelliforme*; 10, 11 . *T. trilobatum*; 12 . *T. giganteum*; 13 . *T. roxburgii*; 14 . *P. pedatisecta*; 15 . *P. ternata*; 16, 17 . *A. saxatile*; 18 . *A. rhizomatum*

李爱花等：图版 I

LI Ai-Hua *et al*: Plate I

李爱花等：图版 II

LI Ai-Hua *et al*: Plate II

李爱花等：图版Ⅲ

LI Ai-Hua *et al*: Plate III